

УДК 576.895.132 : 591.16

© 1990

**ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕМАТОДЫ DOMORGANUS
OLIGOSHAETOPHILUS ИЗ БЕЛОМОРСКИХ СУПРАЛИТОРАЛЬНЫХ
ОЛИГОХЕТ ENCHYTRAEUS ALBIDUS**

М. А. Валовая, В. В. Малахов

Приводится описание эмбрионального развития и морфологии личинки I стадии *Domorganus oligochaetophilus* — паразита кишечника супралиторальных олигохет *Enchytraeus albidus*.

Род *Domorganus* принадлежит к сем. Ohridiidae, занимающему неопределенное положение в системе нематод. Первоначально Гуди (Goodey, 1947), включая данный род в состав сем. Cyndrolaimidae, отнес его к отряду Araeolaimida. Затем Лоренцен (Lorenzen, 1981) уже в составе сем. Ohridiidae помещает его в подотряд Leptolaimina отряд Chromadorida. По классификации Лоренцена (1981) содержит 5 видов: 3 — свободноживущие и 2 вида (*Domorganus macro-nephriticus* Goodey, 1947 и *D. oligochaetophilus* Thun, 1967) обитают в кишечнике олигохет. Последние, обладая рядом признаков, характерных для свободноживущих нематод (крупные амфиды, головные щетинки, наличие хвостовых желез, формирующих аппарат спиннереты и др.), ведут образ жизни, позволяющий рассматривать их как паразитов. Биология представителей рода *Domorganus* остается практически неизученной.

В настоящей работе описано эмбриональное развитие и морфология личинки I стадии *D. oligochaetophilus* из олигохет *Enchytraeus albidus*, собранных в период с июня по август 1988 г. из вала штормовых выбросов супралиторали Белого моря (Кандалакшский залив, Ругозерская губа). Половозрелые самки нематод, извлеченные из кишечника олигохет, были помещены в профильтрованную морскую воду, где они продолжали откладку яиц. Наблюдения за эмбриональным развитием проводили на живых развивающихся яйцах в препаратах висючая капля или с применением водной иммерсии. Для обозначения blastomeres в развитии *D. oligochaetophilus* применена традиционная номенклатура (Boveri, 1888; 1899).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Яйца имеют овальную форму, 47.6—56.1 длиной и 13.6—22.1 мкм шириной. Оболочка яиц тонкая, однослойная. Отложенные самками яйца прикрепляются к субстрату. Цитоплазма оплодотворенного яйца до начала первого деления дробления проявляет бурную цитоплазматическую активность. На поверхности цитоплазмы яйца появляются и исчезают выросты и вздутия различной формы, часто напоминающие фигуры дробления (рис. 1, 1). Период цитоплазматической активности продолжается в течение 2 сут с момента откладки яйца до начала дробления. Перед первым делением цитоплазма яйца округляется и занимает центральное положение. Борозда первого деления дробления про-

ходит перпендикулярно длинной оси оболочки яйца и делит его на два бластомера: передний *AB* и задний *P₁* (рис. 2, 1). Бластомер *AB* заметно крупнее бластомера *P₁* (рис. 2, 1). Дробление *D. oligochaetophilus* неравномерное и несинхронное. Через 12 ч после окончания первого деления дробления задний бластомер *P₁* делится неравномерно на меньшую клетку *P₂* и более крупную клетку *C*. Еще через 12 ч бластомер *P₂* разделяется на переднюю клетку *P₃* и заднюю *EMst* (рис. 2, 2, 3). Бластомер *EMst* немного крупнее бластомера *P₃*. По прошествии 12 ч после окончания деления *P₂* бластомер *AB* делится равномерно на два бластомера, обозначенных *A* и *B* (рис. 2, 4). Затем снова делится бластомер *P₃* на переднюю клетку *D* и заднюю *P₄* (рис. 2, 5). После окончания этого деления происходит перегруппировка бластомеров. Клетка *EMst* смещается вперед и занимает вентральное положение, а бластомер *C* располагается за ним и занимает праводорсальное положение. Клетки *D* и *P₄* перемещаются

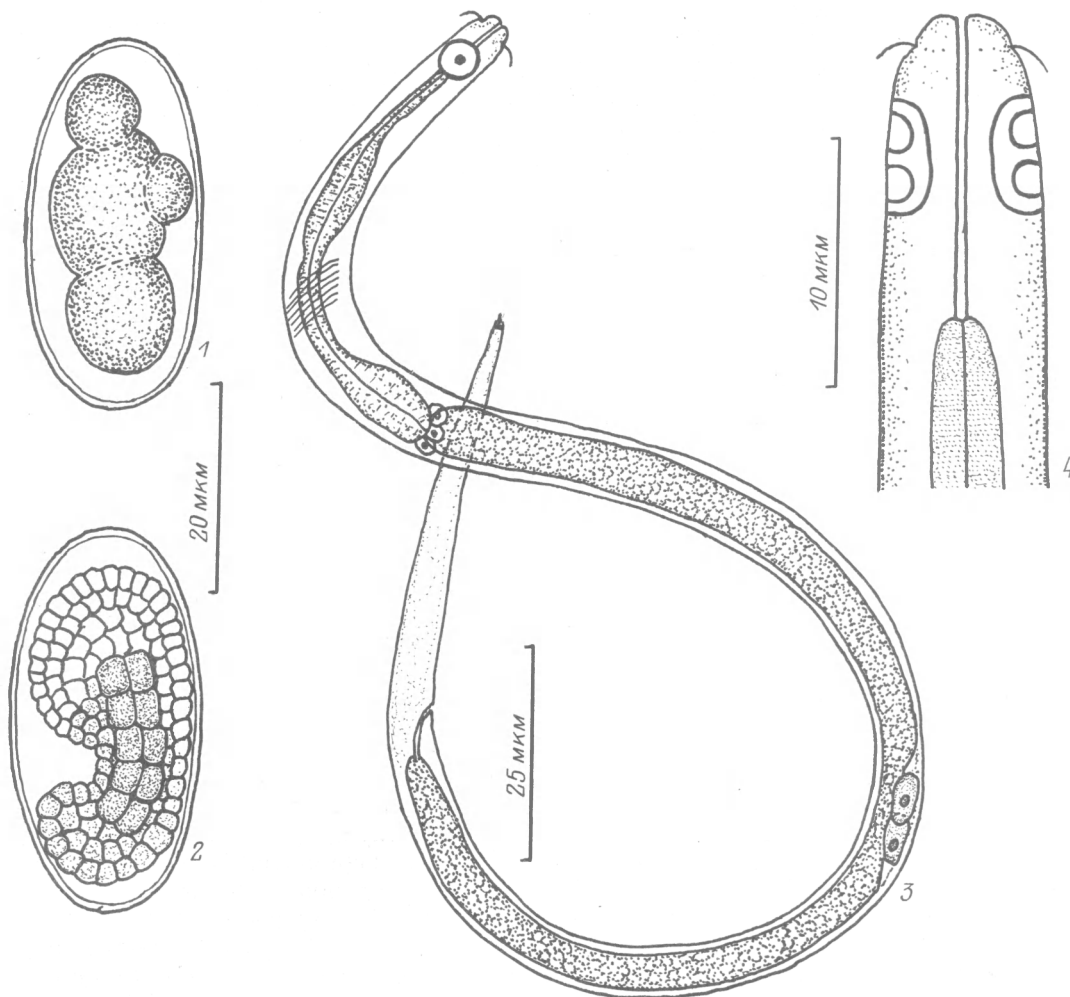


Рис. 1. Развитие *D. oligochaetophilus*.

1 — цитоплазматическая активность зиготы до начала первого деления дробления; 2 — стадия головастика — 12-е сут после откладки яиц; 3 — личинка I стадии, общий вид; 4 — головной конец личинки I стадии.

Fig. 1. Development of *D. oligochaetophilus*.

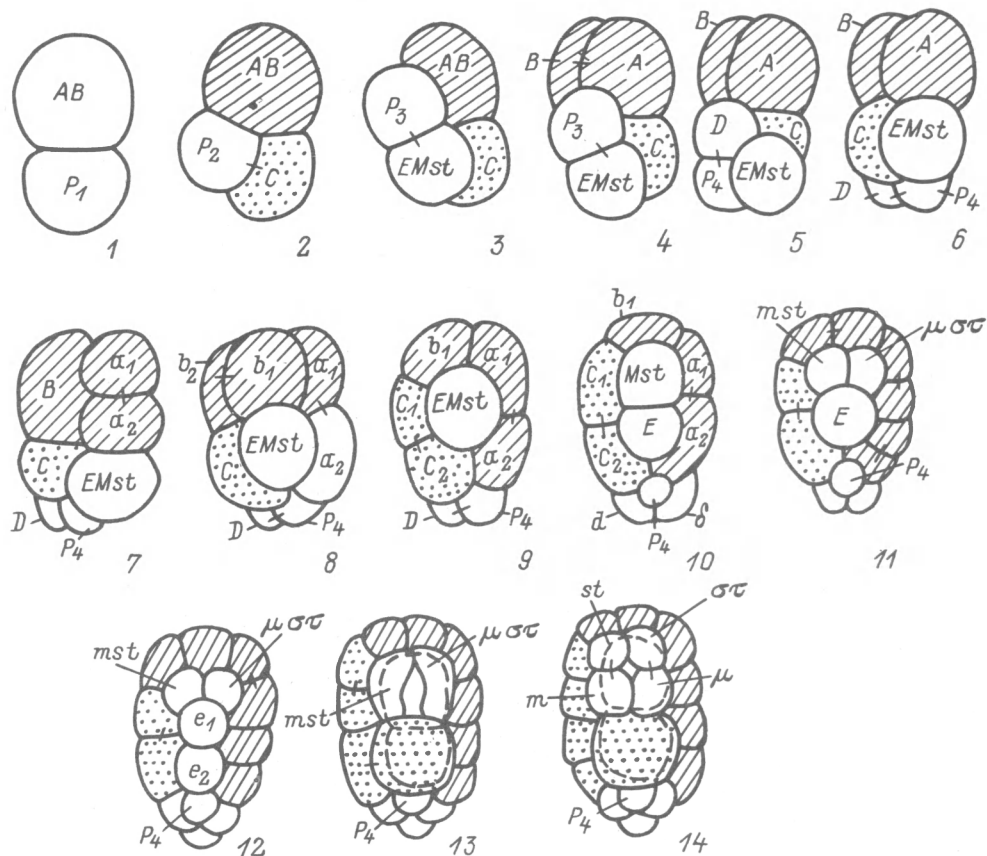


Рис. 2. Нормальное дробление *D. oligochaetophilus*.

1 — стадия 2 бластомеров; 2 — стадия 3 бластомеров, 3 — 4-клеточная стадия; 4 — стадия 5 бластомеров; 5, 6 — 6-клеточный зародыш; 7—9 — перегруппировка бластомеров в результате 7—9-го делений дробления; 10 — становление билатеральной симметрии на 12-клеточной стадии; 11 — деление EMst; 12 — деление E; 13, 14 — погружение энтодермы, образование бластопора.

Fig. 2. Normal cleavage of *D. oligochaetophilus*.

на задний конец зародыша, при этом бластомер P₄ занимает вентральное, а бластомер D — дорсальное положение (рис. 2, 6). В последующем развитии бластомер A разделяется на переднюю клетку α₁ и заднюю клетку α₂, а несколько позднее бластомер B делится на вентрально расположенную клетку b₁ и дорсально расположенную клетку b₂ (рис. 2, 7, 8). Еще позднее бластомер C также разделяется на переднюю c₁ и заднюю клетку c₂ (рис. 2, 9). После этих делений бластомеры совершают довольно сложные перемещения, в результате которых бластомер EMst оказывается в центре брюшной стороны зародыша; бластомеры α₁ и α₂ располагаются слева от EMst, а бластомеры c₁ и c₂ — справа. Бластомер b₁ перемещается на передний конец зародыша. На следующем этапе дробления бластомер D делится на правую клетку d и левую σ. Позднее бластомер EMst разделяется на переднюю Mst и заднюю E. На стадии 12 клеток (рис. 2, 10) расположение бластомеров зародыша приобретает строгую билатеральную симметрию, причем плоскость этой симметрии, проходящая через бластомеры b₁, Mst, E и P₄, соответствует сагиттальной плоскости зародыша. На следующем этапе делятся бластомеры b₁, α₁ и α₂, а позднее клетка Mst разделяется на правый бластомер mst и левый — μот (рис. 2 11). Затем бластомер

E делится на переднюю e_1 и заднюю клетку e_2 (рис. 2, 12). Начиная с этого момента происходит погружение клеток e_1 и e_2 внутрь зародыша, что надо расценивать как гастрюляцию. Происходит это следующим образом. Клетки c_1 и c_2 делятся во взаимно перпендикулярном направлении, при этом один из потомков c_2 перемещается на вентральную сторону зародыша и наползает на бластомер e_2 (рис. 2, 13). Бластомеры mst и μot наползают спереди и с боков на бластомер e_1 так, что последний оказывается погруженным внутрь зародыша. В передней половине зародыша сохраняется небольшое отверстие, в области которого бластомер e_1 сообщается с внешней средой, которое следует расценивать как бластопор (рис. 2, 13). Это отверстие значительно уменьшается после деления бластомеров mst и μot на переднюю пару клеток st и ot и заднюю пару — t и μ (рис. 2, 14). Впоследствии, в результате размножения четырех вышеупомянутых бластомеров, это отверстие полностью закрывается. Генеалогия бластомеров в дальнейшем дроблении не прослеживалась. Развитие протекает медленно и характерная для нематод стадия головастика формируется только на 10—12-е сутки после откладки яиц (рис. 1, 2). Вылупление личинки I стадии происходит через 30—40 сут после начала развития.

Личинка I стадии (рис. 1, 3, 4). Описание сделано по 14 личинкам, вылупившимся из яиц, на которых прослеживался эмбриогенез. Тело тонкое, цилиндрическое, сужающееся к заднему концу. Длина тела 187.0—239.7,¹ $a=31.4$ —47.0, $b=4.1$ —5.7, $c=5.0$ —6.8. Диаметр тела на уровне: головных щетинок 4.25—5.1, амфиды 4.25—5.95, нервного кольца 5.1—5.95, кардия 5.1—6.8, середины 5.1—6.8, ануса 4.25—5.1.

Кутикула тонкая, нежная, поперечная исчерченность не заметна. Имеется латеральная дифференцировка кутикулы в виде гребней. Ротовое отверстие апикально, губ и губных папилл нет. Имеются 4 тонкие головные щетинки 1.7 длиной. Латерально расположены крупные круглые амфиды. В центре амфиды имеется кутикулярное возвышение, так что при рассматривании с дорсальной или вентральной сторон амфид кажется подразделенным на две камеры (рис. 1, 4). Ротовая полость слабо выражена, цилиндрическая.

Пищевод 39.1—56.1, состоит из 4 отделов: 1-го и 3-го — цилиндрических, 2-го и 4-го — бульбосовидных. Шейная пора открывается в 49.3—57.8 от переднего конца тела за пищеводом. Тело реннеты не наблюдали. Кардинальные железы имеются, кардий не выражен. Кишка имеет зернистую структуру, клеток рассмотреть не удалось. Просвет кишки не выражен.

Половой зачаток 6.8—10.2 длиной, состоит из двух клеток на брюшной стороне личинки и расположен в 85.0—132.6 от переднего конца тела.

Хвост длинный, конический, заканчивается спиннеретой. Длина хвоста 32.3—42.5, превосходит анальный диаметр в 6.7—10 раз. Хвостовые железы не прослежены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Эмбриональное развитие *D. oligochaetophilus* обладает рядом интересных особенностей, затрагивающих как геометрию расположения бластомеров, так и их перспективные потенции. Развитие *D. oligochaetophilus* характеризуется сильной асинхронностью дробления, присущей лишь высокоспециализированным представителям подкласса Secernentia (Дроздовский, 1967, 1968). Интересно, что опережающие темпы деления свойственны потомкам меньшего, заднего бластомера P_1 . Расположение бластомеров в раннем дроблении резко отличается от того, что известно как в подклассе Chromadoria, так и в подклассе Secernentia (Иванова-Казас, 1975; Малахов, 1986). Прежде всего отсутствует очень характерная для нематод многих отрядов фигура ромба. Стадия, изобра-

¹ Здесь и далее в описании размеры даны в мкм.

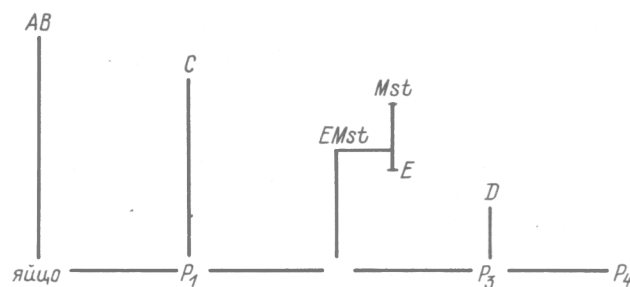


Рис. 3. Распределение потенциалов между бластомерами в дроблении *D. oligochaetophilus*.

AB — эктодерма переднего конца и левой стороны тела; *C* — эктодерма правой стороны тела и брюшной стороны; *Mst* — мезодерма и стомодеум; *E* — энтодерма; *D* — эктодерма заднего конца тела; *P₄* — половой зачаток.

Fig. 3. Distribution of potentials between blastomeres in cleavage of *D. oligochaetophilus*.

женная на рис. 2, 3 внешне напоминает фигуру ромба. Однако в типичном «нематодном» ромбе два бластомера представляют собой потомков *AB* и два — потомков бластомера *P₁*. У *D. oligochaetophilus* на 4-клеточной стадии один бластомер — это клетка *AB*, а три других — потомки бластомера *P₁*. В «нематодном» ромбе бластомер *EMst* занимает вентральное положение, а *P₂* — задний конец зародыша. На 4-клеточной стадии *D. oligochaetophilus* *P₃* лежит ближе к вентральной стороне, а *EMst* смещен к заднему концу (рис. 2, 3). Лишь значительно позднее, в результате довольно сложных перемещений бластомеров, *EMst* занимает характерное для него положение в центре брюшной стороны зародыша, а потомки бластомера *P₃* смещаются на задний конец зародыша. Характерная для развития большинства нематод билатеральная симметрия зародыша устанавливается в данном случае только с 12-клеточной стадии (рис. 2, 10). Перспективные потенциалы бластомеров в развитии *D. oligochaetophilus* также весьма своеобразны. Для большинства нематод подкласса Chromadorea характерно распределение материала первичной эктодермы между двумя потомками переднего бластомера *AB*, занимающими в зародыше левое и правое положение, обозначаемыми как *AB/2* (Малахов, 1986).

У представителей отряда Desmodorida первичная эктодерма распределяется между передней и задней клетками, обозначенными как *A* и *B* (Малахов, 1986). Подобный тип распределения первичной эктодермы свойствен всем представителям подкласса Secernentia (Boveri, 1899; Pai, 1928; Nigon e. a., 1960, и др.). Интересно, что у нематод рода *Plectus*, включаемого в отряд Araeolaimida и занимающего промежуточное положение между Chromadorea и Secernentia, встречаются два варианта распределения первичной эктодермы: в левом и правом бластомерах, обозначаемых как *AB/2*, и в переднем, и заднем бластомерах *A* и *B* (Дроздовский, 1978, 1980). У *D. oligochaetophilus* передний бластомер, по традиции обозначенный нами как *AB*, дает эктодерму переднего конца и левой стороны тела (рис. 3). Эктодерма правой и брюшной сторон тела возникает из бластомера, обозначенного нами как *C* (рис. 3). Таким образом, в бластомер *AB* попадает не вся первичная эктодерма, часть ее оказывается в бластомере *C*. По распределению других потенциалов развитие *D. oligochaetophilus* сходно с развитием нематод хроматоридно-сецернентного ствола. Так же, как у представителей подклассов Chromadorea и Secernentia, материал энтодермы локализуется в заднем бластомере двухклеточного зародыша. Этот признак резко отличает нематод вышеуказанных подклассов от представителей подкласса Eupolia, для которых характерна локализация энтодермы в переднем бластомере двухклеточной стадии (Дроздовский, 1978, 1980). После 12-клеточной стадии развитие *D. oligochaetophilus* напоминает таковое у других нематод

подкласса Chromadoria. У *D. oligochaetophilus* так же, как и у большинства хромадорида, наблюдается очень раннее погружение энтодермы внутрь зародыша. Погружение энтодермальных blastomerov осуществляется за счет «наползания» на них клеток *mst* и *мст*, а также потомков других blastomerov зародыша (Малахов, 1986).

Общий план строения личинок *D. oligochaetophilus* I стадии сходен с таковым взрослых форм. Это выражается в расположении головных щетинок, строении стомы, строении пищевода. Однако следует отметить недоразвитие некоторых систем органов личинок по сравнению с имагинальными формами, это касается реннеты, аппарата спиннереты, пищеводных желез, относительно более мелких амфидов. Необходимо упомянуть, что личинки отличаются иными пропорциями тела, что находит свое выражение в индексах де-Мана и имеет несомненное адаптивное значение. Личинки, вылупившиеся из яйца, подвижны, совершают колебательные движения передним концом тела. Подвижность, а также наличие органов чувств позволяют предположить, что личинки какое-то время способны вести свободный образ жизни (в эксперименте личинки содержались живыми до 14 сут, далее наблюдения не проводились). Вероятно, именно личинки I стадии являются инвазионными и заражают олигохет в процессе питания последних.

Список литературы

- Дроздовский Э. М. Об использовании особенностей эмбрионального развития в систематике нематод // Тр. ГЕЛАН СССР. 1967. Т. 18. С. 22—29.
- Дроздовский Э. М. К сравнительному изучению начальных этапов дробления яйца у нематод // ДАН СССР. 1968. Т. 180. С. 750—753.
- Дроздовский Э. М. Характер строения и формирования пребластулы как показатель филогенетических взаимоотношений и таксономического положения различных групп нематод // Фитогельминтологические исследования. М.: Наука, 1978. С. 69—78.
- Дроздовский Э. М. О делении класса Nematoda на подклассы на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии // Тез. докл. конф. ВОГ. М.: Наука, 1980. С. 58—59.
- Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. С. 1—372.
- Малахов В. В. Нематоды. Строение, развитие, система и филогения. М.: Наука, 1986. 215 с.
- Boveri T. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala* // Zellstudien. 1888. Bd 2. S. 1—198.
- Boveri T. Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Berücksichtigung auf die Kernverhältnisse. Jena: Festschr. Kupffer, 1899. S. 383—430.
- Goodey T. *Domorganus macronephriticus* n. g., n. sp. a new cylindrolaimid free-living soil nematode // J. Helminth. T. 21. P. 175—180.
- Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen systems der freilebenden Nematoden (Veröffentlichungen des Instituts für Meerestorschung in Bremenhaven. T. 7). Supplement, 1981, S. 1—472.
- Nigon V., Guerrier P., Monin H. L'architecture polaire de l'oeuf les mouvements des constituants cellulaires au cours des premiers etapes du developpement chez quelques nematodes // Bull. biol. France et Belg. 1960. T. 94. P. 132—202.
- Pai S. Die Phasen des Lebenscyclus der *Anguillula aceti* Ehrbg // Ztschr. wiss. Zool. 1928, Bd 131. S. 293—344.

МГУ

Поступила 16.05.1989

EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE NEMATODE DOMORGANUS OLIGOCHAETOPHILUS
FROM THE WHITE SEA SUPRALITORAL OLIGOCHAETOUS ENCHYTRAeus ALBIDUS

M. A. Valovaya, V. V. Malakhov

Key words: nematode, embryonic development, *Domorganus oligochaetophilus*, larva, morphology

S U M M A R Y

Embryonic development of *D. oligochaetophilus* is described for the first time. Strong cytoplasmic activity of zygote was observed. The development is characterized by asynchronous cleavage, that proceeds as a forward division of backside blastomere P₁. Rombic figure is absent. Bilateral symmetry of embryo is established at the stage of 12 cells. The material of primary ectoderm is dispersed between the AB blastomere and the descendants of C blastomere. Sinking of entoderm is observed at the early stages of cleavage (32 to 36 blastomeres). The «tadpole» embryo appears on the 10—12th day after the cleavage begins. Hatching of the first stage larva takes place on the 30—40th day after egg-laying. The description of the first stage larva morphology is given.
